132 568 b 40 n° 4

JACQUES BENOIT



TITRES ET TRAVAUX SCIENTIFIQUES

1938

Imprimerie E. DIETZ, Haguenau, 2, rue des Dentelles

DONS

JACQUES BENOIT

TITRES ET TRAVAUX SCIENTIFIQUES

1938

Imprimerie E. DIETZ, Haguenau, 2, rue des Dentelles



Table des matières.



TITRES ET FONCTIONS

I. Grades universitaires.

Licencié ès Sciences : S. P. C. N.	Nancy 1914
Physiologie générale	Strasbourg 1920
Biologie générale	Strasbourg 1921
Docteur en Médecine	Strasbourg 1925
Docteur ès Sciences naturelles	Strasbourg 1929
Admis à l'agrégation	Paris 1926
Agrégé d'Histologie, chargé des fonctions de Chef des travaux pratiques	Strasbourg 1930
Agrégé pérennisé	Strasbourg 1934

II. Fonctions publiques.

Préparateur délégué d'Histologie	Strasbourg 1919
Préparateur titulaire d'Histologie	Strasbourg 1923
Chef des travaux pratiques d'Histologie	Strasbourg 1928

III. Distinctions scientifiques.

Lauréat de l'Institut (Académie des Sciences, mention honorable au prix Godard)	1926
Lauréat de l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique (Prix Van Beneden)	1933
Lauréat de la Société de Biologie de Paris (Prix Laborde)	1935

IV. Bourses de recherches.

Chargé de recherches de la Caisse Nationale des Sciences, depuis	1931
Boursier de la Fondation Rockefeller. Stage au: Department of Anatomy, Medical School, Yale University, New Haven, (U. S. A.)	1936
Maître de recherches de la Caisse Nationale de la Recherche Scientifique ... depuis	1937

V. Sociétés savantes.

Membre de la Section Strasbourgeoise de la Société de Biologie 1919

Membre correspondant de la Société de Biologie de Paris.... 1936

Membre de l'Association des Anatomistes 1922

Membre de la Société Anatomique de Paris 1923

Membre de l'Association des Physiologistes 1935

Membre de la Société de Sexologie 1935

Member of the American Association of Anatomists 1937

Conférencier à l'Institut des Hautes Etudes de Belgique à Bruxelles 1933

VI. Services militaires.

Engagé volontaire au 37e Régiment d'Infanterie pour la durée de la guerre (6 août 1914).

Blessé et fait prisonnier à Bixschoote (Belgique) (14 novembre 1914 au 14 janvier 1919).

Médecin Capitaine de réserve (1937).



FORMATION SCIENTIFIQUE.

Intéressé dès mes études secondaires par la science micrographique, j'eus en 1913 l'heureuse occasion de faire la connaissance du Professeur Pol Bouin, alors titulaire de la chaire d'Histologie à la Faculté de Médecine de Nancy. Ses conversations suggestives me firent comprendre l'intérêt des recherches biologiques et je conçus le désir de travailler sous sa direction. C'est ainsi que je décidai de m'orienter vers l'Histologie des Facultés de Médecine. Engagé volontaire en 1914, blessé et fait prisonnier, je ne pus commencer mes études médicales qu'en 1919. Après l'armistice, le Professeur Bouin, ayant été appelé à la Faculté de Médecine de Strasbourg comme titulaire de la chaire d'Histologie, m'offrit dans son service, en avril 1919, une place de préparateur que j'acceptai avec joie. Sous sa direction, je commençai à effectuer des recherches de cytologie générale. Mon Maître m'orienta également dans la voie féconde de l'histophysiologie, de celle en particulier des glandes génitales et des caractères sexuels secondaires. Les problèmes biologiques relatifs aux questions sexuelles présentent en effet, en plus de leur intérêt propre, celui de se prêter tout particulièrement à l'expérimentation : la facilité avec laquelle on peut, sans porter atteinte à la vie de l'individu, expérimenter sur les glandes génitales et les organes qui se trouvent en relation physiologique avec elles, crée les conditions les plus favorables à l'étude systématique de l'appareil génital et à l'analyse de ses rapports avec les autres parties constitutives de l'organisme.

J'entrepris dans cette voie des travaux relatifs notamment au conditionnement des caractères sexuels secondaires chez les Mammifères et les Oiseaux, au changement expérimental du sexe et à la stimulation des glandes génitales par la lumière artificielle chez les Oiseaux. Avant d'exposer le résumé de ces recherches, je tiens à exprimer à mon Maître le Professeur Pol Bouin ma profonde

gratitude pour les conseils éclairés et affectueux qu'il me prodigua sans réserve. Il m'a fait bénéficier de son expérience scientifique et c'est à lui que je dois le meilleur de ma formation biologique.

Qu'il me soit également permis de dire toute ma reconnaissance à mes anciens Maîtres des Facultés de Médecine et des Sciences de Strasbourg pour leur précieux enseignement et le bienveillant appui que j'ai toujours trouvé auprès d'eux.



RESUME ANALYTIQUE DES TRAVAUX.

J'exposerai les résultats essentiels de mes recherches en les groupant sous quatre rubriques : cytologie générale, biologie générale, histophysiologie et physiologie sexuelles, et physiologie générale.

(Les chiffres entre parenthèses correspondront aux numéros d'ordre des travaux dont la liste est donnée à la fin de cet exposé. Les chiffres en italique répondent aux travaux les plus importants.)

I. Cytologie générale.

A. Noyau cellulaire.

J'ai étudié le comportement des *nucléoles* au cours des mitoses de maturation dans le testicule de la Souris : la substance nucléolaire, chromophile, formée de deux grains (nucléoles accessoires, paranucléoles) insérés sur un gros nucléole plasmatique (nucléole principal), se divise et se distribue sur les chromosomes, à raison d'un fragment par chromosome. Elle ne disparaît donc pas au cours de la mitose, mais subit au contraire une véritable « *nucléolodiérèse* » (1).

Les cellules glandulaires des canaux efférents, du canal épididymaire et du canal déférent, chez les Mammifères (et en particulier chez le Chien et chez l'Homme) présentent un exemple remarquable de *participation du noyau à l'acte sécrétoire*. Cette contribution est directe, par expulsion dans le protoplasme de grains d'origine nucléolaire, ou indirecte, par transsudation dans le protoplasme de substances élaborées au sein du noyau (4, 27, *29*).

B. Protoplasme.

J'ai proposé la formule d'un nouveau *liquide fixateur* du chondriome et des différenciations protoplasmiques. Ce liquide contient de l'acide osmique, du bichromate de potasse, du sublimé et du nitrate d'urane. Les colorations à base de fuchsine d'Altmann sont particulièrement recommandées après l'emploi de ce fixateur (7, *29*).

Divers problèmes de cytologie générale relatifs à la cellule glandulaire furent étudiés à l'occasion de recherches faites sur les voies excrétrices du testicule des Mammifères. Ils seront exposés plus loin (cf. p. 11 à 13) (29).

II. Biologie générale.

Origine des « gonocytes primaires » du Poulet.
(54, 57).

Le blastoderme du Poulet contient à un stade très précoce, dans une région précéphalique en forme de croissant (bourrelet entodermo-vitellin), de volumineuses cellules à aspect blastomérique que certains auteurs ont identifiées aux « *gonocytes primaires* » ou cellules sexuelles « primordiales », lesquelles seraient la souche de toutes les cellules sexuelles de l'adulte et appartiendraient à la « lignée germinale ». J'ai pu appuyer cette conception en détruisant par les rayons ultra-violets la région précéphalique porteuse des cellules présumées sexuelles et en montrant que la première ébauche des gonades qui se développe après cette intervention se trouve effectivement dépourvue d'éléments appartenant à ce type cellulaire.

III. Histophysiologie et Physiologie sexuelles.

A. Déterminisme des caractères sexuels secondaires chez les Mammifères.

(2, 3, 4, 23, 27, *29*).

Des recherches anatomiques, histologiques et cytologiques, pratiquées sur les voies excrétrices du testicule chez divers Mammifères (Souris, Rat, Cobaye, Lapin, Hérisson, Chien, Chat, Taureau, Porc, Etalon, Homme) dans des conditions normales et expérimentales, me permirent d'obtenir les résultats essentiels suivants:

a) *Les canaux efférents* contiennent toujours deux sortes de cellules: des cellules ciliées, non glandulaires, et des cellules non ciliées, glandulaires, munies d'une *bordure en brosse* et qui élaborent des grains de sécrétion. Ces *deux types cellulaires* sont *distincts* et ne se transforment l'un dans l'autre à aucun moment de l'activité sexuelle, que celle-ci soit continue ou qu'elle soit cyclique (Hérisson).

b) Le *canal épididymaire* et le *canal déférent* ne contiennent qu'un seul type de cellules glandulaires: des éléments à poils ou *stéréocils.* Ces différenciations protoplasmiques sont en rapport avec l'activité glandulaire, conditionnée elle-même par l'hormone testiculaire: elles *disparaissent après castration.*

L'*appareil de Golgi* des cellules glandulaires correspond à une partie du trophosponge de Holmgren et aussi à une partie du vacuome de Dangeard, Guilliermond, Bensley, Parat et Painlevé. Il semble jouer un rôle direct dans l'élaboration des produits de sécrétion, tant liquides que granulaires.

L'*élimination* hors de la cellule glandulaire des produits élaborés ne se fait pas par « excrétion vésiculaire », mais par transsudation. L'excrétion vésiculaire a été décrite dans nombre d'organes glandulaires et notamment dans le rein. Elle représenterait, si elle existait, une véritable sécrétion holocrine avec perte abondante et constante de protoplasme vivant (dans le rein, l'albuminurie serait la règle). L'excrétion vésiculaire n'est en réalité qu'un artefact affectant une partie fragile et aisément déformable de la cellule et causé par les altérations post-mortem ou par la fixation.

L'*ergastoplasme* de la cellule épididymaire ne résulte pas de l'altération du chondriome, mais de celle du protoplasme basal basophile, sous l'influence des fixateurs acétiques.

La haute cellule épithéliale glandulaire du canal déférent de la Souris et du Rat possède des *formations parasomiques*, distinctes du chondriome. Elles semblent représenter un ergastoplasme un peu spécial (cf. fig. 1).

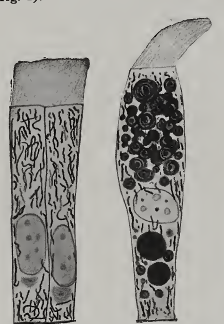



Fig. 1. — Cellules glandulaires du canal déférent de la Souris. (Fixateur: B.O.S.U., color. Altmann. — 1500 diam.)

A gauche: Souris âgée de 30 jours. On voit apparaître un parasome sous le noyau.

Au milieu: Souris adulte. Nombreux parasomes.

A droite: Souris castrée bilatéralement depuis 1 mois. «Anamorphose» très prononcée de la cellule. Absence complète de parasomes et de poils.

c) Les cellules glandulaires des canaux efférents, épididymaire et déférent des Mammifères subissent, *après castration* bilatérale, une profonde involution: leurs « *instruments de travail* » régressent fortement (chondriome, appareil de Golgi) ou disparaissent (bordure en brosse, stéréocils, parasomes, grains de sécrétion) (cf. fig. 1 et 2). Elles cessent complètement de sécréter. En même temps leur *rapport nucléoplasmatique* augmente et reprend la valeur qu'il possédait chez l'embryon (fig. 3). Cette involution n'équivaut pas à une « dé-

différenciation », dans le sens que l'on donne généralement à ce mot, mais à ce phénomène que j'ai appelé « *anamorphose* », qui implique,

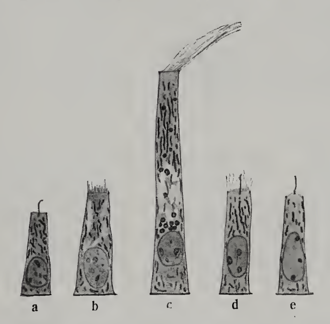


Fig. 2. — Développement de la cellule épididymaire du « segment initial » chez la Souris (B.O.S.U., Altmann, 1500 diam.).

a) A la naissance. — b) A 9 jours. — c) Adulte. — d) Castration depuis 17 jours. — e) Castration depuis 7 mois.

avec la conservation de la spécificité cellulaire acquise au cours de l'ontogenèse, la perte, d'ailleurs nullement définitive, de la fonction glandulaire qui est l'attribut normal de cette spécificité.

d) Diverses expériences m'ont permis d'établir que l'*activité glandulaire* des conduits excréteurs du sperme est, ainsi que je viens de l'indiquer, *conditionnée par le testicule,* que l'action de cet organe est de nature hormonique, et que l'hormone testiculaire n'est pas élaborée par les cellules séminales. J'ajouterai que le début du conditionnement, manifesté par l'acquisition des « instruments de travail » de la cellule glandulaire avant leur entrée en activité, s'effectue très précocement. Il est déjà évident à la fin de la vie embryonnaire.

e) Des expériences de castration uni- et bilatérale me montrèrent que les produits de sécrétion des voies excrétrices du sperme entretiennent la *vitalité des spermatozoïdes* pendant leur transit dans ces

conduits et leur permettent l'acquérir la *motilité* qui leur sera nécessaire, après le coït, pour remonter les voies génitales femelles.

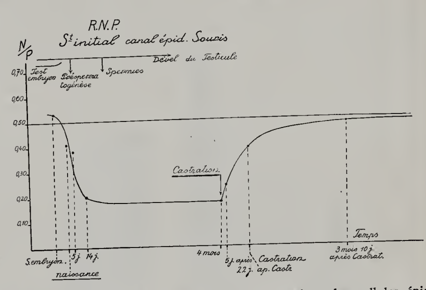


Fig. 3. — Variations du rapport nucléoplasmatique des cellules épididymaires du « segment initial » chez la Souris blanche, au cours du développement et après castration bilatérale.

B. Déterminisme des caractères sexuels secondaires chez les Oiseaux.

a) ORIGINE, STRUCTURE ET EVOLUTION DES CELLULES INTERSTITIELLES GLANDULAIRES CHEZ LES GALLINACES (9 à 14, 18, *40, 50,* 51, *52, 79*):

Dans le testicule du Coq les cellules séminales dérivent exclusivement, selon toute vraisemblance, des « grandes cellules germinatives » du tube sexuel embryonnaire, qui proviendraient elles-mêmes des « gonocytes primaires » d'origine extra-embryonnaire (52).

Les *cellules interstitielles glandulaires* (cellules de Leydig) du testicule du Coq ne se différencient pas, comme on le croit généralement, aux dépens de cellules banales du tissu conjonctif intertubulaire. Elles se forment, au cours de la deuxième moitié de la vie embryonnaire et pendant les quelques jours qui suivent l'éclosion, aux dépens des « petites cellules épithéliales » ou « *cellules végétatives* » des cordons sexuels issus chez l'embryon de l'« épithélium germinatif » (14, 40, *50, 52*) (fig. 4). Elles sont donc *sœurs des cellules de*

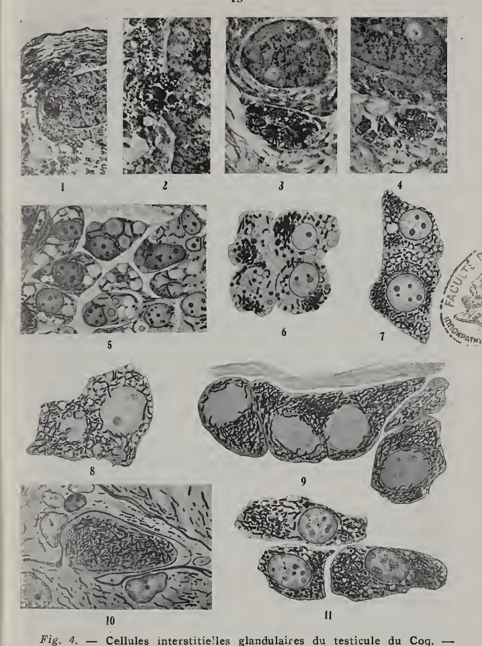


Fig. 4. — Cellules interstitielles glandulaires du testicule du Coq. — 1 à 4: Genèse des c. i. g. aux dépens des petites cellules épithéliales des cordons sexuels d'un testicule d'embryon de Poulet (21e iour).

5 à 9: C. i. g. chez des Poulets âgés de: 12 heures (5), 2 mois (6), 6 mois 21 jours (7), 9 mois 5 jours (8, 9).

10: Différenciation d'une cellule de Sertoli en cellule interstitielle au sein d'un régénérat testiculaire chez un Coq adulte castré subtotalement.

11: C. i. g. d'origine sertolienne récente, chez le même sujet. (B.O.S.U. Altmann, 800 diam.).

Sertoli, qui se différencient un peu avant la puberté aux dépens des mêmes cellules végétatives des cordons sexuels. Cellules de Leydig et cellules de Sertoli ont par conséquent une origine commune qui est, en dernière analyse, représentée par les cellules somatiques du *mésothélium coelomique*, lequel avait formé l'épithélium germinatif.

Cette différenciation de cellules interstitielles aux dépens d'une souche épithéliale peut se produire aussi *chez l'adulte* dans certaines conditions expérimentales (régénération testiculaire après castration subtotale), soit aux dépens de petites cellules épithéliales restées jeunes, soit même aux dépens d'éléments sertoliens (40, *50*, *52*) (fig. 4).

Au cours de leur évolution normale chez l'embryon et le jeune Poulet, les cellules interstitielles glandulaires du testicule ne présentent pas de signes de dégénérescence et ne disparaissent pas, comme l'ont pensé de nombreux auteurs, pour être remplacées, chez l'adulte, par d'autres cellules d'origine conjonctive. Il y a *continuité parfaite* entre les cellules interstitielles du testicule embryonnaire et les cellules de Leydig du testicule adulte. Seulement, elles changent progressivement de structure au cours de l'évolution testiculaire: les éléments de leur chondriome deviennent de plus en plus nombreux, pendant que les dimensions de leurs alvéoles chargées de graisse se réduisent progressivement (52) (fig. 4).

Les enclaves lipidiques des cellules de Leydig seraient essentiellement constituées par les *éthers de la cholestérine* et par une mince couche périphérique de *phosphatides* (Benoit et Wenslaw (51).

A mesure que se développent les testicules, le tissu interstitiel glandulaire ne subit nullement, comme on l'a trop souvent affirmé, une diminution progressive de volume, pour disparaître presque complètement. Il n'y a là qu'une fausse apparence et l'emploi d'une *méthode d'évaluation quantitative* (18) m'a montré qu'au cours du développement testiculaire le tissu interstitiel glandulaire augmente en masse absolument et même relativement à la masse de l'organisme. *Ce n'est que relativement au tissu séminal qu'il paraît décroître*, à cause de l'extraordinaire développement de ce dernier (fig. 5).

La *fragilité des cellules de Leydig* et la nécessité de leur appliquer une méthode particulière de fixation et de coloration expliquent d'autre part que l'on méconnaisse habituellement le tissu interstitiel glandulaire chez le Coq, comme d'ailleurs chez les Oiseaux en général (52).

Les cellules de Leydig présentent, chez les Oiseaux *dont l'activité sexuelle est périodique,* un cycle très net d'activité glandulaire. Elles passent du repos complet au plein fonctionnement, pour revenir ensuite à l'inactivité sécrétoire (12, 13).

I

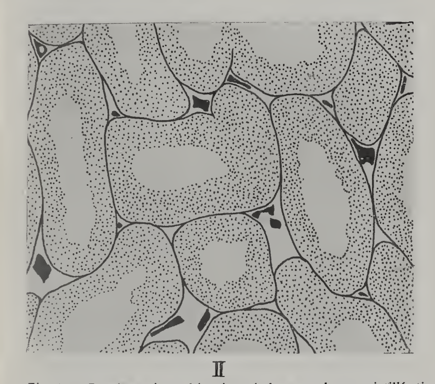


Fig. 5. — Représentation schématique (tubes sexuels en pointillé, tissu interstitiel glandulaire en noir) de ce qu'une certaine partie d'un testicule d'un Poulet de 15 jours (I), devient dans un testicule adulte (II), au même grossissement. On voit que le tissu interstitiel glandulaire a considérablement augmenté, mais le tissu séminal bien davantage encore. Le résultat en est, dans II, une diminution *apparente* du tissu interstitiel glandulaire, par rapport à I.

Je signalerai ici qu'en ce qui concerne la *Poule*, les *cellules interstitielles de l'ovaire* dérivent, comme chez le Coq, de cellules de l'épithélium dit « germinatif », soit chez l'embryon aux dépens des cordons sexuels de première poussée et des cordons pflugériens de deuxième poussée, soit après la naissance aux dépens de cordons cellulaires anovulaires issus de l'épithélium superficiel ovarique (31, 40).

b) HISTOPHYSIOLOGIE DES CELLULES INTERSTITIELLES GLANDULAIRES (25, 36, 50, *52*, 58, 79, *107*):

La disparition totale de la lignée séminale, obtenue par les rayons X, ou parfois consécutive à des traumatismes testiculaires (greffe, castration subtotale) n'entraîne pas la disparition des caractères sexuels secondaires. L'hormone testiculaire est donc sécrétée par d'autres éléments que les cellules séminales (25, 52).

En revanche, j'observai chez quelques Coqs castrés subtotalement et n'ayant présenté au cours de leur existence (parfois longue de plusieurs années) qu'un conditionnement hormonique très faible ou nul de leur crête, des nodules testiculaires de régénération plus ou moins volumineux [1]. Ces nodules étaient pourvus d'une lignée séminale et d'un syncytium sertolien normaux, mais renfermaient extrêmement peu ou ne renfermaient pas du tout de cellules de Leydig. On a donc le droit de conclure que les éléments sertoliens ne sont pas plus capables que les cellules séminales de sécréter l'hormone testiculaire, et que *les cellules de Leydig sont indispensables à l'élaboration de cette hormone* (fig. 6). Ces observations apportent une confirmation indéniable à la « théorie de l'interstitielle » de Bouin et Ancel. Elles sont défavorables, au contraire, à l'idée que les cellules de Leydig proviennent des cellules banales du tissu conjonctif, puisque celles-ci se sont montrées incapables, dans les cas précités, d'édifier une nouvelle glande interstitielle (52, 107).

J'ai résumé en 1935 dans un opuscule paru chez Hermann (Paris), les connaissances que nous avions à cette époque sur l'*origine des constituants histologiques du testicule* et sur leur *histophysiologie*. J'y ai notamment exposé et discuté la « théorie de l'interstitielle » de B o u i n et A n c e l chez les diverses classes d'animaux, et montré que cette théorie se vérifie dans toute la série zoologique (79).

c) ETUDE PHYSIOLOGIQUE DU DETERMINISME DES CARACTERES SEXUELS SECONDAIRES DU COQ (21, 22, 26, 36, 41 à 45, 48, *52*, *55*):

L'étude du conditionnement physiologique de la *crête* du Coq par l'hormone testiculaire m'a permis d'acquérir les nouvelles connaissances qui suivent:

Le testicule agit *très précocement* sur la crête du jeune Poulet.

---

(1) Ils pesaient jusqu'à 120 fois plus que des nodules possédant une structure *normale* et exerçant une action hormonique, faible sans doute, mais incontestable sur la crête du Coq.

Cette action est sensible dès les premières semaines. Peut-être commence-t-elle à se manifester vers la fin de la vie embryonnaire (22, 52).

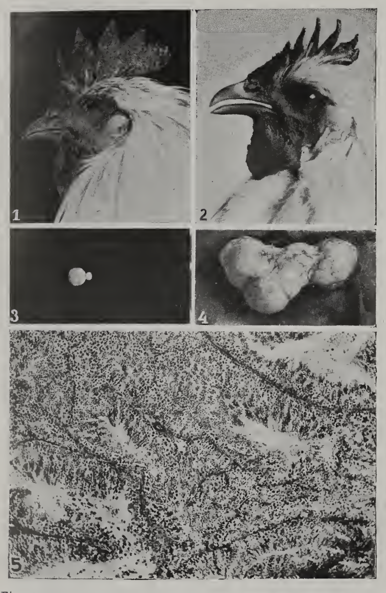


Fig. 6. — Un volumineux nodule testiculaire de régénération, pesant 4,024 gr. (4), riche en éléments séminaux et sertoliens, mais extrêmement pauvre en cellules interstitielles glandulaires (5), n'a pu déterminer qu'un conditionnement négligeable de la crête (2), alors qu'un nodule de 0,1 gr., 40 fois plus petit que le précédent (3), mais *normalement pourvu de cellules interstitielles glandulaires*, a pu conditionner chez un autre castrat incomplet un développement manifeste de l'organe érectile (1).

Des expériences de castration subtotale, suivie de la régénération de nodules testiculaires de poids variés, me permirent de montrer l'*inexactitude de la loi du « Tout ou Rien »* (P é z a r d) selon laquelle la masse du parenchyme testiculaire est inactive sur la crête lorsqu'elle est inférieure au seuil du « minimum efficace » (0,3 gr.) et déclenche un développement complet de l'organe érectile lorsqu'elle excède, de si peu que ce soit, cette même quantité. Une telle discontinuité entre l'état neutre et l'état sexué n'existe pas :

La crête est tout d'abord notablement plus sensible à l'hormone que le pensait P é z a r d, puisqu'elle commence à réagir sous l'influence de régénérats testiculaires dont la masse atteint seulement 25 à 30 mmg., à condition bien entendu que ceux-ci contiennent en quantité suffisante du tissu interstitiel glandulaire. En outre, jusqu'au poids de 300 milligrammes environ, il y a *proportionnalité d'action* entre la masse de parenchyme testiculaire et le degré de réponse de la crête (fig. 7). J'ai pu entre ces limites obtenir des états intermédiaires stables de la crête, incompatibles avec la loi du Tout

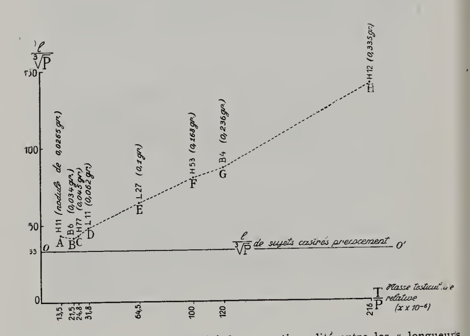


Fig. 7. — Figuration de la loi de proportionnalité entre les « longueurs relatives » de la crête et les « masses testiculaires relatives » correspondantes chez quelques sujets à crête intermédiaire stable obtenus par castration subtotale.

ou rien (cf. fig. 8). Il convient donc de remplacer la notion d'un « *minimum efficace* » de parenchyme testiculaire, qui implique une discontinuité entre deux états de non-conditionnement et de conditionnement maximum, par les deux notions d'une « *masse minimum* »



Fig. 8. — De gauche à droie: Coq castré subtotalement avec une crête « intermédiaire », castrat complet et Coq normal.

(25 à 30 mmgr.), au dessous de laquelle l'action endocrine est nulle et d'une « *masse suffisante* » (300 mmgr. environ), qui permet un développement complet de la crête, limites entre lesquelles le degré de développement de la crête paraît être proportionnel à la masse du tissu testiculaire. Enfin, au-dessus de cette « masse suffisante » de 0,3 gr., il est très vraisemblable que l'hormone testiculaire ne continue pas à être sécrétée en quantités progressivement croissantes et proportionnelles à la masse testiculaire (sécrétion de luxe de Gley, Pézard). Certains faits m'ont donné à penser que deux testicules normaux (pesant de 30 à 50 gr.) ne sécrètent pas plus d'hormone qu'un fragment testiculaire très actif de 0,3 gr. environ (1). Et je crois qu'à

(1) On sait d'ailleurs aujourd'hui que la quantité d'hormone sexuelle sécrétée par deux testicules est celle qui correspond à une certaine activité hypophysaire gonadotrope. Elle dépend de cette activité et non pas de la quantité du parenchyme testiculaire, à condition naturellement que celle-ci soit supérieure à 0,3 gr.

partir du moment où il dépasse cette masse, un parenchyme testiculaire en croissance voit se ralentir progressivement l'intensité de sa sécrétion hormonique dans ses différents points (ou en certains points: alternance fonctionnelle) de telle sorte que la quantité de cette hormone sécrétée en l'unité de temps reste constante. Selon cette conception il n'y aurait pas de «sécrétion de luxe» mais, au contraire, il se constituerait, idéalement, au cours de la croissance testiculaire, une sorte de « *parenchyme de luxe* » (26, 41 à 45, *52*).

Cette conception est appuyée entre autres par le fait que l'état de développement dit « complet » de la crête d'un Coq adulte ne répond pas en réalité à un développement maximum: J'ai pu montrer qu'une réduction opératoire du parenchyme testiculaire stimulait l'activité hormonique du reliquat de telle sorte que cette activité entraîne un développement anormal de la crête (*hypermasculinisation*) (48).

L'injection à des Chapons d'un *extrait concentré de testicule de Taureau* me permit de confirmer et de compléter les connaissances précédemment acquises: la crête du Chapon répond très vite à l'extrait (en 1 à 2 jours). Elle exige, pour continuer son développement régulier, une administration progressivement croissante d'extrait. La vitesse de croissance de la crête est d'autant plus grande qu'on utilise des doses quotidiennes plus élevées. Avec des doses suffisantes j'ai pu obtenir des vitesses 2 à 3 fois supérieures à celles des croissances les plus rapides que peuvent présenter les Poulets en développement pubéral. Ces faits sont favorables à la loi de proportionnalité, précédemment commentée, entre la quantité d'hormone et le degré de développement du caractère conditionné (55).

Chez les jeunes Poulets et chez les Coqs adultes, l'absence ou simplement une certaine insuffisance du parenchyme testiculaire permettent au *plumage* de se développer plus qu'il ne le fait normalement. Chez les castrats, les plumes se renouvellent constamment, au lieu de ne le faire qu'une fois dans l'année, au moment de la mue. chez les sujets normaux. Le testicule exerce donc sur la croissance des plumes une certaine action inhibitrice [1] (20, *52*, 74).

---

(1) Cette action n'est peut-être qu'indirecte, s'effectuant par l'intermédiaire d'autres organes.

J'ai publié (52, 74) que le développement cyclique d'un *plumage « inhibé »* correspondant au plumage femelle, chez les Oiseaux exotiques tels que l'Ignicolore et le Combassou, ou chez le Canard Rouen de nos pays serait dû à l'action de certaines substances, de nature femelle, libérées par le testicule. Cette interprétation devra être révisée à la suite des récents travaux de Witschi qui rendent la préhypophyse responsable des changements de plumage chez plusieurs Oiseaux exotiques.

Lorsque croît progressivement la quantité d'hormone testiculaire dans l'organisme, les caractères sexuels secondaires ne commencent pas tous à réagir en même temps sous l'action d'une même quantité d'hormone. Ils possèdent des « *seuils différentiels* » inégaux (Aron, Pézard). Les caractères sexuels secondaires du Coq se rangeraient, par ordre croissant de leurs seuils de réponse, de la manière suivante : 1) Epididyme et canal déférent ; 2) Organes érectiles ; 3) Inhibition de la croissance des plumes ; 4) Instinct sexuel ; 5) Chant ; 6) Ardeur combative (52).

d) CONTRIBUTION A L'HISTOPHYSIOLOGIE DE LA PONTE CHEZ LA POULE. (En collaboration avec le Professeur R. Courrier) (69. 70) :

Une Poule de race bédouine, n'ayant jamais pondu que des *œufs nains, privés de vitellus,* possédait un ovaire droit pourvu de petits follicules immatures et un ovaire gauche atrophique. Son oviducte et son utérus, très peu développés, présentaient cependant un léger développement hormonique qui vraisemblablement était dû à l'action de l'ovaire droit et dont le caractère intermédiaire plaidait contre la loi du « Tout ou Rien ». L'albumen des œufs nains contenait un petit amas de spermatozoïdes agglomérés. Il n'a pas été possible de savoir si celui-ci a incité les parois de l'oviducte à produire l'albumen ou si ce dernier a pu se constituer périodiquement, de lui-même, en dehors de toute action mécanique excitante.

C. Inversion sexuelle de la Poule obtenue par ablation de l'ovaire gauche.

(15, 16, 17, 19, 24, 30 à 34, 37, 38, 46, 47, 49, 61 à *66*, 80, 108).

a) INVERSION SEXUELLE DES GONADES DROITE ET GAUCHE.

La Poule, de même que la femelle de presque tous les Oiseaux, ne possède qu'un ovaire fonctionnel, situé à gauche. Sa *gonade droite* est *rudimentaire* et, dans la grande majorité des cas, dépourvue d'ovocytes. Histologiquement, elle contient des *lacunes* que borde un épithélium très aplati et qui sont les vestiges des cordons médullaires de première poussée, homologues aux cordons sexuels du mâle, et des *cellules interstitielles,* qui dérivent, chez l'embryon, de ces cordons médullaires (F i r k e t) (fig. 9, 1).

Normalement, l'ovaire gauche inhibe le développement de «l'ovaire rudimentaire droit». Son ablation, en effet, entraîne le développement de ce dernier (G o o d a l e, Z a w a d o w s k y), qui évolue alors selon le type testiculaire (B e n o i t). Dans une première phase, qui suit de quelques jours l'ovariectomie, les cellules interstitielles perdent une grande partie de leurs réserves grasses, s'enrichissent en chondriome et en plastes, acquièrent les caractères d'éléments glandulaires actifs et augmentent considérablement de nombre par mitose (fig. 9, 2). Ce « *réveil interstitiel* » est suivi un peu plus tard du « *réveil lacunaire* » : l'épithélium des lacunes devient haut, palissadique et bourgeonne dans le stroma conjonctif en donnant naissance à des cordons sexuels mâles (fig. 9, 3). Ces cordons se transforment le plus souvent en tubes de type sertolien qui restent stériles. Dans quelques cas et notamment chez les sujets qui sont opérés peu de jours après l'éclosion, les tubes sexuels acquièrent tous les éléments de la lignée séminale, y compris les *spermatozoïdes* (fig. 9, 4). Les cellules germinatives ainsi développées dérivent très vraisemblablement des gonocytes qui, au cours de l'organogenèse de la gonade rudimentaire droite, ont pénétré avec les cordons médullaires dans la profondeur de cette dernière (F i r k e t). Quant à l'évolution phénotypique mâle (séminale) de ces gonocytes, qui sont par essence génotypiquement femelles, on peut émettre l'hypothèse qu'elle représente une sorte de « différenciation provoquée » par le milieu testiculaire qui s'est édifié dans la gonade droite.

L'*ovaire gauche* fonctionnel peut subir la même évolution vers le type mâle: lorsque opératoirement on diminue suffisamment la

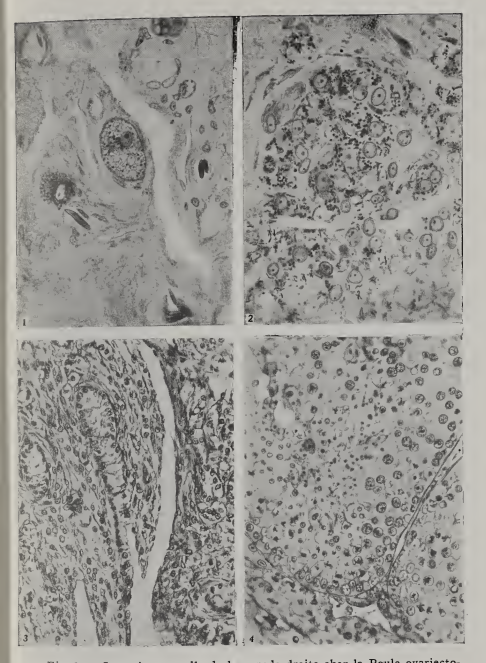


Fig. 9. — Inversion sexuelle de la gonade droite chez la Poule ovariectomisée.

1) Gonade droite normale avec lacunes médullaires et cellules interstitielles (B.O.S.U., Altmann, 800 diam.).

2) « Réveil interstitiel glandulaire » chez une Poulette castrée depuis 12 jours. Hyperplasie interstitielle (technique idem 1).

3) « Réveil lacunaire » chez une Poulette castrée depuis 3 mois (300 diam.).

4) Tubes séminifères avec spermatozoïdes chez une Poulette castrée depuis 5 mois et demi (340 diam.).

quantité du parenchyme ovarien, des *cordons sexuels mâles* se développent dans les thèques des follicules restants (Caridroit et Pézard...). Ils se différencient aux dépens de cordons de cellules épithélioïdes, qui proviennent des extrémités distales des cordons médullaires issus de la première poussée embryonnaire et qui se sont trouvées, au cours de l'organogenèse de l'ovaire, incluses dans les thèques folliculaires. Le processus est fondamentalement le même que dans la gonade droite. Mais les tubes sexuels ainsi apparus sont toujours restés stériles dans les expériences de divers auteurs et dans les miennes propres.

b) INVERSION DES CARACTERES SEXUELS SECONDAIRES.

Consécutivement à cette inversion des glandes génitales, se produit un renversement complet des caractères sexuels secondaires. Par suite de la suppression de l'ovaire gauche et de la disparition de l'hormone ovarienne, le plumage prend le type neutre, celui du Chapon (fig. 11). Les ergots se mettent à pousser. L'oviducte reste infan-



Fig. 10. — Aspect mâle des crêtes de deux Poules ovariectomisées.

tile, ou régresse s'il présentait déjà quelque conditionnement. Et comme conséquence de l'évolution testiculaire de la gonade droite ou de l'ovaire incomplètement enlevé, des caractères sexuels mâles « dépendants » apparaissent: la crête devient turgescente (fig. 10 et 11), les barbillons s'allongent, l'instinct sexuel et même le chant du Coq apparaissent. Les épithéliums des canaux efférents, épididymaire et déférent acquièrent une activité glandulaire manifeste. La Chaponne, au maximum de son inversion sexuelle, est *presque identique à un Coq*. La taille cependant reste plus petite, l'humeur est plus calme que chez le mâle. En outre, si le sujet est parfois fertile,

il n'est pas fécond. L'occlusion distale du canal déférent, que Chappellier a décrite chez la Poule, en est probablement la cause.

Il est très fréquent, mais non constant (108), qu'après une période de quelques mois réapparaissent des caractères femelles tels que le plumage terne de la Poule et le conditionnement de l'oviducte. Ils s'ajoutent aux caractères mâles « dépendants » de la précédente période. Ainsi s'institue un *état de bisexualité véritable* (fig. 11 et 12).



Fig. 11. — Deux aspects successifs de la même Poule sexuellement inversée par ovariectomie. — A gauche: aspect mâle à 2 ans 3 mois; à droite: aspect bisexuel à 4 ans, après récupération spontanée du plumage femelle.

c) ESSAI D'EXPLICATION DE L'INVERSION SEXUELLE CHEZ LA POULE.

Les phénomènes histologiques et physiologiques de la *première période,* purement mâle, s'expliquent si l'on admet la *spécifité sexuelle des constituants somatiques des gonades embryonnaires,* « *médullaires* » et « *corticaux* », les premiers ayant une détermination testiculaire, mâle, et les seconds, une détermination ovarienne, femelle ([1]). Les formations testiculaires et l'hormone mâle apparaissent en effet, chez la Poule ovariectomisée, aux dépens d'éléments

(1) D'après les expériences d'inversion sexuelle de Witschi, chez les Amphibiens, de Dantchakoff, Wolff et Ginglinger, Willier... chez les Oiseaux, il semble qu'on doive parler plutôt de la spécificité sexuelle des cellules endocrines des formations médullaires et corticales et penser que ce sont ces cellules qui détermineraient dans le sens mâle ou femelle l'évolution des autres éléments végétatifs et germinatifs.

originaires de la première poussée de l'épithélium germinatif embryonnaire.

En ce qui concerne la *deuxième période*, de réapparition de caractères femelles, on observe dans la majorité des gonades des formations épithéliales qui sont vraisemblablement de nature « folliculeuse ». Celles-ci se sont peut-être formées aux dépens d'une prolifération tardive de l'épithélium superficiel (équivalant à l'épithélium « cortical » ovarique). Dans ces cas le principe de la spécificité sexuelle femelle du constituant « cortical » expliquerait aisément la différenciation correspondante des caractères sexuels femelles. Mais je n'ai point toujours observé de telles formations histologiques de type femelle dans les gonades des sujets bisexuels. En admettant qu'elles n'aient point tout simplement échappé à mes recherches et qu'elles aient été effectivement absentes, il faudrait alors admettre que le parenchyme testiculaire ait pu élaborer, en plus de l'hormone mâle, une hormone femelle.



Fig. 12. — Deux aspects successifs de la même Poule sexuellement inversée par ovariectomie. — A gauche: aspect mâle à 2 ans 4 mois; à droite: aspect bisexuel à 3 ans.

J'ai publié en 1935 chez Hermann (Paris) un opuscule concernant l'ovaire et plus spécialement l'origine histologique des hormones sexuelles femelles et celle des *hormones sexuelles chez les intersexués.* J'y ai développé l'idée que chaque cellule endocrine sexuelle en général est vraisemblablement *hormoniquement bisexuelle* et sécréterait en plus de son hormone propre, dominante, un peu de l'hormone hétéro-sexuelle (80).

D. Effets de l'irritation chimique du testicule
(en colloborotion ovec le Professeur ogrégé R. Simon).

Le badigeonnage du pédicule vasculo-nerveux du testicule et de l'albuginée pratiqué chez des chiens selon le *procédé de Doppler* entraîna une amélioration de l'état général et une augmentation du métabolisme basal. Mais la spermatogenèse ne fut pas activée, à l'encontre de ce qu'avaient dit certains auteurs. Il est possible, mais non certain, que la glande interstitielle ait été fonctionnellement stimulée (67).

E. Activation par la lumière artificielle de l'hypophyse et des glandes génitales chez le Canard et la Cane domestiques.
(75 à 78, 81 à 92, *94*, 95, *102* à 106).

a) GENERALITES.

Le *Canard domestique* présente un *cycle sexuel saisonnier* très prononcé: ses glandes génitales se développent en hiver et au printemps, régressent pendant l'été et reviennent au repos en automne. Cet Oiseau est particulièrement favorable à l'étude des influences que peuvent exercer certains *facteurs externes,* caractéristiques de la saison et du climat, sur l'évolution de l'activité sexuelle. Pour des raisons de commodité, des Canards *impubères,* âgés de quelques mois, furent utilisés de préférence à des sujets adultes en période de repos sexuel. Dans toutes mes expériences, les sujets (de races Rouen et Pékin) furent régulièrement soumis à une *laparotomie exploratrice* préalable, qui permit de vérifier l'état initial du testicule gauche et en même temps de mesurer ses dimensions et sa surface apparente. Grâce à ce procédé, les évolutions et les réponses des glandes génitales au cours des expériences purent être appréciées avec exactitude.

b) ACTION DE LA LUMIERE NATURELLE ET DE LA LUMIERE ARTIFICIELLE.

Quinze Canards furent soumis dans un parc extérieur, depuis la fin décembre, à l'augmentation quotidienne régulière de la lumière du jour. En mi-février, leurs testicules présentaient déjà un développement marqué. Huit de ces sujets furent alors placés dans une pièce sombre. Cette forte et brusque diminution de la lumière entraîna, par rapport aux témoins, un ralentissement marqué de la croissance des testicules et dans certains cas même une régression de ces organes. La *lumière solaire* joue donc, par son augmentation quotidienne après le solstice d'hiver, un rôle important dans la reprise sexuelle saisonnière du Canard (82).

Des sujets mâles impubères, exposés à la *lumière artificielle* provenant d'ampoules électriques usuelles, présentèrent un *développement*



Fig. 13. — Evolution testiculaire chez trois sujets conservés pendant trois semaines dans un parquet extérieur (nº 1), dans une pièce chauffée (nº 2) et dans une pièce vivement éclairée pendant 15 à 18 heures par jour (nº 3). Les silhouettes des testicules gauches, représentées au-dessus des photographies, permettent d'apprécier les variations de volume des organes pendant l'expérience.

très rapide et important de leurs glandes génitales. Des sujets témoins, conservés dehors à la lumière naturelle automnale (1) ou dans une pièce chauffée et recevant la lumière du jour, ne manifestèrent pendant ce temps aucune croissance testiculaire (fig. 13). Parmi les

(1) En automne, la durée et l'intensité quotidiennes de la lumière solaire décroissent et atteignent leurs valeurs minimums au solstice d'hiver (25 décembre). A Strasbourg, la lumière solaire automnale est encore affaiblie par de fréquents brouillards.

facteurs externes naturels, la chaleur ne semble donc pas activer la croissance des gonades du Canard, mais la lumière, en revanche, stimule fortement le développement de ces organes (75, 76, *94*).

Si l'on soumet des Canards impubères à un éclairage artificiel intense, le volume de leurs testicules peut, dans les cas favorables, décupler en 10 jours et augmenter de 60 à 80 fois en 20 jours. Au cours de leur croissance, ces organes peuvent passer de l'état de repos à la maturité complète en 12 à 15 jours.

Ce *mûrissement* est caractérisé par une différenciation partilièrement rapide des petites cellules végétatives des tubes sexuels en éléments de Sertoli, par l'entrée en activité, également rapide, du tissu interstitiel et notamment des cellules interstitielles glandulaires et, ensuite, par le développement complet de la lignée séminale (fig. 14) (86, 94).

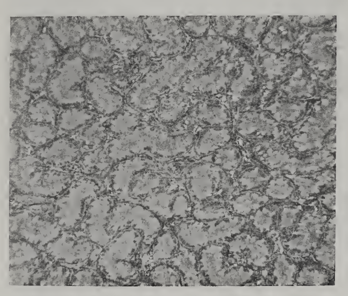


Fig. 14. — Testicule d'un Canard impubère au repos sexuel (150 diam.).

Cette évolution histologique s'accompagne d'une activation endocrine du testicule qui entraîne une croissance importante des canaux annexés aux gonades (canaux efférents, épididymaire et déférent) et du pénis, et l'apparition du comportement psycho-sexuel mâle. Ainsi se trouve réalisé le tableau complet d'une *puberté sexuelle précoce* (94).

La *cane impubère* réagit de la même manière, bien qu'avec moins de rapidité. En 4 à 5 semaines, l'éclairement artificiel peut activer

des sujets à ovaire infantile (follicules de 0,5 mm.) et les amener à *pondre des œufs,* très normalement constitués (fig. 16) (85, 94).

L'*âge* joue un rôle important dans la réponse des testicules à la lumière. Les sujets trop jeunes sont insensibles ou ne réagissent que lentement (94).

La réponse testiculaire n'obéit pas à une loi de « Tout ou rien », mais sa grandeur est en rapport avec des facteurs caractérisant

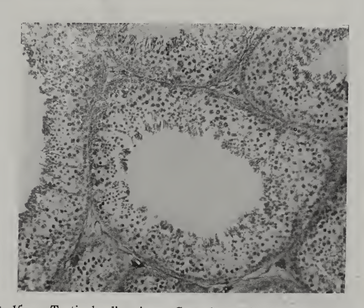


Fig. 15. — Testicule d'un jeune Canard soumis pendant trois semaines, alors qu'il était au repos sexuel, à un éclairage artificiel pendant 20 heures par jour environ.

l'administration de la lumière et qui sont, entre autres : l'intensité, la durée, l'accroissement quotidien progressif de l'éclairement, et le fractionnement d'un temps d'exposition donné (92, 94).

Lorsqu'un éclairage passager (quelques heures) a déclenché l'activité du mécanisme gonadostimulant, celle-ci continue à se réaliser pendant un temps qui est très supérieur à la durée de l'excitation lumineuse elle-même (94).

Lorsqu'on prolonge l'action de la lumière pendant une longue période (éclairage journalier pendant 4 à 5 mois), les gonades, après s'être développées, présentent une *régression spontanée,* malgré la continuation de l'éclairement. Le même phénomène se produit d'ailleurs spontanément dans la nature vers la fin du printemps. Il est

vraisemblablement dû à une *perte d'activité de la préhypophyse* qui contrôle, nous allons le voir, le fonctionnement des testicules (94).



Fig. 16. — Développement de l'ovaire et de ses annexes, et ponte chez une Cane impubère éclairée pendant 35 jours. A gauche: ovaire et annexes d'une Cane témoin.

c) ROLE DE LA PREHYPOPHYSE.

La présence de la *préhypophyse* est indispensable, chez le Canard, aux deux activités, germinative et endocrine, des testicules. En l'absence de cette glande, les testicules régressent rapidement (fig. 17) et leurs divers éléments reviennent au repos complet. En l'absence de la préhypophyse, l'exposition à la lumière artificielle n'exerce pas la moindre action stimulante sur les gonades. Dans l'action de la lumière sur les glandes génitales, la préhypophyse joue donc le rôle d'un *organe intermédiaire indispensable* (87, 102).

La préhypophyse du Canard implantée à la Souris femelle impubère se montre plus active lorsque le sujet donneur est en activité sexuelle que lorsqu'il est au repos automnal. Ces résultats plaident en faveur d'un *cycle fonctionnel* de l'hypophyse au cours de l'année, cycle qui conditionnerait celui de l'activité génitale (102).

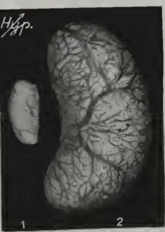


Fig. 17. — Régression testiculaire après hypophysectomie, malgré l'éclairement artificiel.
2) Testicule gauche prélevé le jour de l'hypophysectomie (12 gr. 8).
1) Testicule droit prélevé 15 jours plus tard (0,6 gr.).

La lumière artificielle active fortement la fonction gonadostimulante de la préhypophyse des sujets sexuellement immatures, ainsi que le montre son implantation à la Souris impubère (fig. 18) (75, 78, 102).

Les testicules des sujets impubères jeunes sont moins sensibles à l'action hypophysaire que ceux des sujets plus âgés. Au cours de la croissance du jeune Canard la sensibilité de réponse de l'hypophyse à la lumière paraît devancer celle des gonades à l'hypophyse. La croissance testiculaire des jeunes impubères serait donc limitée plus par un facteur testiculaire que par un facteur hypophysaire (102).

Au cours de l'acquisition par la préhypophyse, sous l'action de l'éclairement artificiel, de son activité gonadostimulante, les *cellules basophiles* de cette glande augmentent de taille et présentent les signes d'un accroissement de leur activité sécrétoire. Aussi semble-t-il que ces éléments soient liés à la fonction gonadostimulante de la préhypophyse (102).

Le *cycle sexuel saisonnier du Canard* serait contrôlé par un mécanisme complexe, dans lequel jouerait au moins un facteur externe caractéristique du changement des saisons, la *lumière* et des

facteurs internes liés au fonctionnement hypophysaire (1) (102).

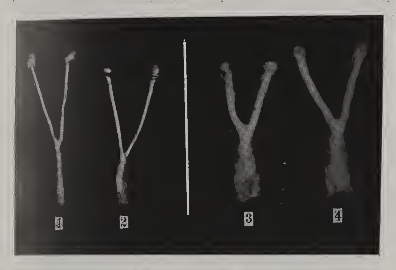


Fig. 18. — Activation de la préhypophyse par la lumière artificielle démontrée par l'implantation à la Souris femelle impubère.
Tractus génitaux de Souris implantées chacune de deux préhypophyses provenant de Canards au repos sexuel (1 et 2), et de Canards activés par la lumière artificielle (3 et 4).

d) LIEU D'ACTION DE LA LUMIERE ET NATURE DU PHOTORECEPTEUR.

Un éclairement artificiel intense de tout le corps, hormis la tête, n'entraîne aucun développement des gonades. En revanche, l'éclairement de la *région oculaire seule* stimule fortement le développement des testicules (75, 77, 102).

Ni la *section des nerfs optiques,* ni l'*énucléation des globes oculaires* n'empêchent l'activation rapide et complète des gonades par la lumière artificielle (fig. 19). L'*éclairement localisé à l'orbite seule,* préalablement vidée de son contenu, entraîne une forte croissance testiculaire. Ces expériences révèlent l'existence d'un *organe photo-*

---

(1) Nous avons reconnu plus haut quelques-uns de ces facteurs internes. Ce sont: le degré d'excitabilité de l'hypophyse et le degré de sensibilité des testicules à l'hypophyse, tous deux dépendants de l'âge du sujet — la faculté que possède l'activation hypophysaire déclenchée par la lumière de se poursuivre encore longtemps après la cessation de l'éclairement — enfin, au bout d'une période d'éclairement assez longue, et malgré la continuation de l'excitation lumineuse, l'arrêt spontané de l'activité hypophysaire, causé soit par une fatigue de l'hypophyse, soit par une action freinatrice des gonades, soit par une ou d'autres causes encore inconnues.

récepteur profond, localisé dans la zone orbitaire ou au delà d'elle et sensible à la lumière extérieure au travers des tissus vivants interposés (83, 84, 90, 102).



Fig. 19. — Activation testiculaire par la lumière artificielle, chez des Canards aveuglés par l'ablation des globes oculaires. En haut: silhouettes, en bas: photographies des testicules gauches de trois sujets privés de leurs globes oculaires et soumis à la lumière artificielle pendant 4 à 5 semaines (2 et 3). En 3 le sujet fut soumis à l'éclairage artificiel, muni d'abord d'un capuchon pendant 26 jours (ab), puis de ce même capuchon perforé vis-à-vis des orbites vides, pendant 37 jours (bc). En 1, témoin opéré mais maintenu dans une pièce sombre pendant un mois.

L'éclairement direct de la *région hypophysaire* (1) ou d'une partie de l'*hypothalamus* située sur le côté du chiasma optique, par le moyen d'une baguette de quartz conduisant la lumière à travers l'or-

(1) Cet éclairement affecte la glande hypophysaire et la partie basse de l'hypothalamus située exactement au-dessus de cette dernière.

bite préalablement vidée de son contenu, stimule fortement l'activité gonadotrope de l'hypophyse (fig. 20) (102, 105, 106).



Fig. 20. — Stimulation testiculaire obtenue en 25 jours par éclairement direct, au moyen d'une baguette de quartz, de la partie antéro-supérieure de l'hypothalmus (60 heures d'éclairement en quatre séances).

L'*éclairage exclusif de l'œil* par un étroit faisceau lumineux n'éclairant que la pupille, l'œil étant partiellement entouré d'une substance devant empêcher la lumière de diffuser en dehors de lui stimule la croissance testiculaire lorsque le nerf optique est conservé, mais la stimule nettement moins lorsque ce nerf est sectionné ([1]) (fig. 21). L'éclairement de l'œil lui-même entraîne donc, par l'intermédiaire du nerf optique, une stimulation de l'hypophyse et un développement consécutif des testicules (106).

Ces divers résultats montrent, en somme, qu'on peut stimuler le fonctionnement hypophysaire en éclairant électivement soit le globe oculaire, soit l'hypothalamus, soit la région hypophysaire elle-même.

---

(1) Le fait que dans ce cas les testicules accusent encore une certaine croissance s'explique par l'insuffisance de l'obstacle (morceau de caoutchouc ou de métal, paraffine noircie à l'encre de Chine) placé autour du globe oculaire. De la lumière a pu ainsi diffuser au dehors de ce globe et impressionner les régions hypothalamique et hypophysaire, que nous savons sensibles à la lumière.

Or on admet aujourd'hui l'existence d'une voie nerveuse autonome, de nature parasympathique, qui relierait la rétine à l'hypophyse par l'intermédiaire du nerf optique et de faisceaux et noyaux nerveux végétatifs situés dans l'hypothalamus. Les expériences précédentes rendent donc très vraisemblable que l'action hypophysostimulante de la lumière chez le Canard serait due à une excitation lumineuse de cette voie nerveuse qui relie l'œil à l'hypophyse, excitation qui l'atteindrait simultanément en différents points de son trajet : *les rayons lumineux agiraient, en pénétrant la pupille, sur l'œil lui-même, mais aussi, et je crois surtout, en traversant les tissus et les os interposés, sur d'autres parties intracérébrales et notamment hypothalamiques de la voie nerveuse oculo-hypophysaire.*

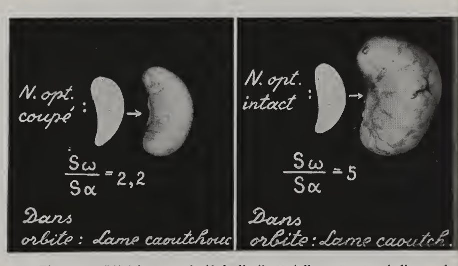


Fig. 21. — L'éclairage exclusif de l'oeil partiellement entouré d'une substance opaque stimule davantage la croissance testiculaire lorsque le nerf optique est intact (57 heures et demie d'éclairement, en 5 séances, pendant 25 jours).

Certaines radiations et notamment les radiations visibles de grande longueur d'onde sont en effet capables de traverser les tissus et de pénétrer profondément. J'ai pu me convaincre, tant par l'examen subjectif que par l'emploi de la plaque photographique, que les rayons rouges parvenaient sans difficulté, à travers les organes contenus dans l'orbite et à travers le fond osseux de cette dernière, jusqu'au plan sagittal médian de la tête du Canard, et notamment jusqu'aux régions hypothalamique et hypophysaire. Mais d'autres rayons pénètrent beaucoup moins. Aussi, étant donnée la situation profonde de la partie intracérébrale de la voie oculo-hypophysaire (partie qui, d'après mes expériences, semble être la plus sensible) doit-on rechercher quels

sont, en rapport avec les pénétrations des radiations de différentes longueurs d'onde, les réponses du mécanisme gonado-stimulant à ces radiations.

e) ACTIONS INEGALES DES DIVERSES RADIATIONS DU SPECTRE VISIBLE.

A égalité d'énergie lumineuse, les diverses radiations composantes de la lumière blanche sont *très inégalement actives* sur le mécanisme gonadostimulant. Le développement testiculaire maximum semble être assuré par les rayons de la région spectrale *rouge-orangée.* Les rayons bleus le stimulent à peine. Les rayons du proche infrarouge utilisé n'ont exercé aucune influence stimulante (fig. 22). (88, 90, 104 en collaboration avec le Docteur L. O t t.)

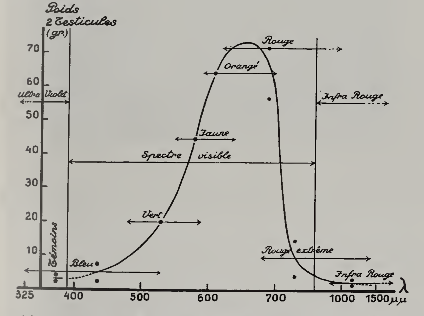


Fig. 22. — Courbe de réponse testiculaire à des éclairements de même énergie lumineuse, mais de longueurs d'onde différentes.

J'ai entrepris d'évaluer les coefficients de *pénétration* de ces différentes radiations au travers des organes et tissus de l'orbite jusqu'aux régions hypothalamique et hypophysaire du Canard. Sans avoir encore terminé cette recherche, je puis dire que mes premiers résultats sont analogues à ceux qu'ont obtenus plusieurs auteurs en étudiant la pénétration des radiations à travers certains tissus vivants (peau, muscle, joue...) : cette pénétration serait maximum dans le

proche infra-rouge, bonne dans le rouge, faible dans le vert et très faible dans le bleu.

La comparaison des réponses testiculaires aux différentes radiations lumineuses et des pénétrations des radiations montre un frappant parallélisme entre ces deux phénomènes pour la partie du spectre visible qui s'étend du bleu au rouge orangé. Mais il y a discordance en ce qui concerne le proche infra-rouge. Cette radiation cependant pénètre mieux encore que le rouge. Comme elle ne stimule aucunement la croissance testiculaire, nous devons admettre que la voie nerveuse oculo-hypophysaire n'est pas sensible au proche infra-rouge et interroger, à côté du facteur: pénétration, un deuxième facteur: la sensibilité de réponse du mécanisme hypophyso-stimulant aux différentes radiations.

Me limitant provisoirement aux trois radiations: bleue, rouge et proche infra-rouge, je me suis donc demandé quelles seraient leurs actions sur le photorécepteur de la région hypophysaire après élimination des tissus absorbants interposés. Je pus constater que, conduites directement à la région hypophysaire par une baguette de quartz, les radiations infrarouges restent inactives, mais que les radiations bleues se montrent au moins aussi actives que les rouges (fig. 23) (105). Le récepteur profond de la région hypophysaire est donc sensible aux radiations bleues, mais, dans les conditions normales, les tissus interposés les absorbent au point qu'elles parviennent dans la profondeur très atténuées et, partant, très peu actives.

On arrive ainsi à concevoir que *la réponse du mécanisme hypophyso-stimulant aux radiations lumineuses de diverses longueurs d'onde dépend de deux facteurs:* la *sensibilité de réponse* de ce mécanisme aux différentes radiations et la plus ou moins grande *absorption* par les tissus interposés des radiations actives.

F. Relations entre l'hypophyse, les thyroïdes et les gonades.

(59, 60, 71, 72 et 73 en collaboration avec le Professeur M. Aron)

La *castration* fait apparaître dans le milieu intérieur, chez les *jeunes Cobayes* mâles et femelles, un taux notable de *thyréostimuline* à un âge où normalement le titrage physiologique de cette hormone demeure négatif ou presque négatif. Corrélativement, la thyroïde de l'animal castré développe une assez vive activité alors qu'elle est à cet âge normalement au repos (59).

La *castration,* pratiquée chez le *Coq* et le *Canard* au printemps entraîne également une augmentation notable de la *thyréostimuline* hypophysaire. Le taux de cette hormone est sensiblement constant

dans le sang des sujets normaux au cours de l'année. Il varie beaucoup au contraire dans le sang des castrats. Il existe donc un cycle saisonnier du taux de la thyréostimuline, cycle que démasque la castration (60).



Fig. 23. — Réponses testiculaires à des éclairements directs de la région hypophysaire au moyen d'une baguette de quartz. 5: lumière rouge. 6: lumière bleue. 7: proche infra-rouge. 4: témoin (baguette aveuglée par du papier noir). — Les chiffres entre parenthèses représentent les variations de surface des silhouettes testiculaires gauches.

Nous avons confirmé l'action stimulante observée par Schockaert de l'*extrait préhypophysaire* sur les *testicules du Canard.* Le testicule de cet animal paraît être peu sensible à l'extrait chez les jeunes sujets, sensible au maximum chez les sujets d'âge moyen et d'une sensibilité intermédiaire chez les adultes (71, 72).

Des injections de *thyroxine* et des ingestions de thyroïde fraîche entraînent chez les Canards impubères un mûrissement testiculaire pouvant aller jusqu'à la production de spermatozoïdes. En revanche, l'*ablation des thyroïdes* chez le Canard en réveil sexuel inhibe fortement la croissance des testicules, et entraîne, chez le Coq adulte, une diminution notable du volume de ces organes. L'hormone thyroïdienne semble donc jouer un rôle important dans la croissance testiculaire chez les Oiseaux (72, 73). Toutefois il convient de noter que

si l'inhibition de la croissance testiculaire entraînée par la thyroïdectomie est très prononcée au début, elle s'atténue par la suite, comme s'il s'établissait progressivement un nouvel équilibre dans le jeu des phénomènes qui contrôlent la croissance testiculaire (96).

L'emploi successif de la thyroïdectomie et de l'éclairement artificiel chez le Canard impubère montre que le pénis présente une croissance nettement inférieure à celle que l'on observe chez des sujets normaux possédant des masses testiculaires équivalentes. Dans la limite de la durée des expériences (20 à 60 jours) le fonctionnement thyroïdien semble donc nécessaire au développement normal de ce caractère sexuel secondaire (91, 97, 100).

G. Glande mammaire de la Souris blanche.

Au repos sécrétoire, la glande mammaire de la Souris blanche contient, dans son tissu conjonctif interacineux, de nombreuses cellules chargées de graisse qui ont l'aspect de cellules adipeuses banales, distendues par une volumineuse et unique gouttelette de graisse. Lors de la préparation de la sécrétion lactée, ces cellules entrent en activité et subissent des transformations importantes : elles s'enrichissent en protoplasme fonctionnel et en mitochondries. Elles élaborent alors de nombreuses et petites gouttelettes de graisse et paraissent jouer un rôle dans la formation des matières grasses du lait. La lactation terminée, ces cellules interacineuses reprennent l'aspect de cellules adipeuses banales, au repos (6, 8).

IV. Physiologie générale.

A. Hypertrophie compensatrice d'un organe pair privé de son congénère.

La *castration unilatérale* est suivie chez le jeune *Poulet,* mais non chez l'adulte, d'un *doublement de poids du testicule restant.* La suppression d'un testicule et d'une grande partie de l'organe symétrique est également suivie, chez le jeune, d'une récupération de la masse testiculaire *normale* (28, 53, 56).

Le même phénomène se produit chez le *Canard,* mais chez l'adulte aussi bien que chez le jeune. Le retour annuel du testicule adulte à un état structural très simple, de type « embryonnaire », permet de comprendre cette réponse particulière chez le Canard adulte (53, 56).

Le parenchyme testiculaire du Canard et du jeune Poulet jouit donc d'une *capacité de développement nettement supérieure* à celle qui se réalise normalement. De son côté l'organisme règle et limite la croissance de ce parenchyme (facteur hypophysaire ?).

Le *rein du Chien adulte* ne possède pas la faculté de présenter l'hypertrophie compensatrice après ablation de son congénère. Tout au plus augmente-t-il légèrement de poids et ses éléments histologiques, légèrement de volume. Et cependant son fonctionnement, au bout d'un certain délai, a presque doublé, de telle sorte qu'il effectue à peu près le travail habituel de deux reins normaux. Il y a donc ici *hyperfonctionnement compensateur sans hypertrophie compensatrice* (35).

B. Relations entre le foie, les thyroïdes, les gonades et l'hypophyse. (93, 98, 101)

L'*ablation des glandes thyroïdes* entraîne chez le *Canard* une *hypertrophie marquée du foie:* cet organe double en moyenne de poids, par enrichissement en ses divers constituants et surtout en graisse. L'injection d'extraits préhypophysaires totaux ou de prolactine produit un effet analogue, bien que moins prononcé. L'emploi combiné de la thyroïdectomie et des injections d'extraits accentue

encore l'hypertrophie hépatique (l'augmentation en lipides fut dans 2 cas de 2.000 % par rapport au taux normal observé chez deux témoins). En outre, il existe une relation inverse entre les poids du foie et ceux des testicules: le poids relatif du foie par rapport au poids du corps est plus grand de 1/5 environ chez les sujets dont les testicules sont peu ou pas développés.

Il paraît ressortir de ces expériences que la sécrétion interne de la *préhypophyse* jouit de propriétés *hépatotropes* et entraîne une augmentation de masse du parenchyme hépatique et de ses enclaves. Quant à l'hypertrophie du foie consécutive à l'ablation des thyroïdes, j'ai émis l'hypothèse qu'elle résulte peut-être d'un déséquilibre apporté dans le fonctionnement hypophysaire, stimulant son activité hépatotrope. Mais il faut envisager aussi que l'absence des thyroïdes peut retentir sur le métabolisme général et notamment sur celui des graisses, qui entrent pour une grande part dans l'hypertrophie du foie.

La *thyroïdectomie* entraîne chez le *Canard* une augmentation marquée de la teneur du sang total en acides gras, en phosphore lipidique et en cholestérol. Il est intéressant de noter que le degré de cette augmentation est, dans la majorité des cas, en rapport avec celle du poids du foie consécutive à l'ablation des thyroïdes (99, en collaboration avec le Docteur S. B. Bogdanovitch).

LISTE CHRONOLOGIQUE DES PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES

1919 1. Sur l'évolution de la substance nucléaire au cours de la mitose. La nucléolodiérèse. *C. R. S. B., 82, 1431.*

1920 2. Sur l'existence de phénomènes sécrétoires dans le canal déférent. *C. R. S. B., 83, 1640.*

1921 3. Sur la signification fonctionnelle des sécrétions épididymaire et déférentielle. *C. R. S. B., 84, 951.*

4. Sur le rôle du noyau dans la sécrétion épididymaire. *C. R. S. B., 85, 946.*

1922 5. Sur le conditionnement physiologique de la parure nuptiale périodique chez les Oiseaux. *C. R. Acad. Sc., 174, 701.*

6. Sur la participation de cellules glandulaires lipopexiques interacineuses à l'élaboration du lait, chez la Souris blanche. *C. R. S. B., 86, 609.*

7. Sur la fixation et la coloration du chondriome. *C. R. S. B., 86, 1101.*

8. Sur les modifications de structure et la signification fonctionnelle des cellules lipogènes interacineuses dans la glande mammaire de la Souris blanche. *C. R. Ass. Anat., 17e réunion, Gand, 47-54.*

9. Sur les cellules interstitielles du testicule du Coq domestique. Evolution et structure. *C. R. S. B., 87, 1382.*

10. Sur une méthode permettant de mesurer la masse absolue du tissu interstitiel testiculaire. *C. R. S. B., 87, 1385.*

11. Sur les rapports quantitatifs entre le tissu interstitiel testiculaire, le tissu séminal et la masse du corps chez les Oiseaux et quelques Mammifères. *C. R. S. B., 87, 1387.*

1923 12. Sur les modifications cytologiques des cellules interstitielles du testicule chez les Oiseaux à activité sexuelle périodique. *C. R. S. B., 88, 202.*

13. Sur les variations quantitatives des tissus interstitiels glandulaire et non glandulaire dans le testicule des Oiseaux à activité sexuelle périodique. *C. R. S. B., 88, 205.*

14. Sur l'origine des cellules interstitielles dans le testicule du Coq domestique. *C. R. Acad. Sc., 177, 412.*

15. Transformation expérimentale du sexe par ovariotomie précoce chez la Poule domestique. *C. R. Acad. Sc., 177, 1074.*

16. Sur la structure histologique d'un organe de nature testiculaire développé spontanément chez une Poule ovariotomisée. *C. R. Acad. Sc., 177, 1243.*

17. A propos du changement expérimental de sexe par ovariotomie chez la Poule (Présentation d'animaux et de préparations microscopiques). *C. R. S. B., 89, 1326.*

1924 18. Sur les méthodes d'évaluation quantitative, à partir de coupes, d'un tissu réparti uniformément à l'intérieur d'un organe. *Arch. de Physique biol., 1, 17-26.*

19. Sur la signification de la glande génitale rudimentaire droite chez la Poule. *C. R. Acad. Sc., 178, 341.*

20. Action de la castration sur le plumage, chez le Coq domestique. *C. R. S. B., 90, 450.*

21. Sur l'activité endocrine du testicule impubère chez les Gallinacés. *C. R. Acad. Sc., 178, 881.*

22. Recherches sur l'activité endocrinienne du testicule impubère chez les Gallinacés. *Arch. d'Histol. et d'Embryol., 3, 247-280.*

23. Sur l'involution des voies excrétrices du sperme et sur la disparition de la vitalité des spermatozoïdes contenus dans ces voies excrétrices, provoquées par la castration. *C. R. S. B., 90, 806.*

24. Sur un nouveau cas d'inversion sexuelle expérimentale chez la Poule domestique. *C. R. Acad. Sc., 178, 1640.*

25. Action des rayons X sur le testicule du Coq. *C. R. S. B., 90, 802.*

26. Hypomasculisme endocrinien expérimental chez le Coq domestique. *C. R. Acad. Sc., 179, 606.*

1925 27. Recherches anatomiques, cytologiques et physiologiques sur les voies excrétrices du testicule des Mammifères. (Note préliminaire.) *Bull. d'Histol. appl., 2, 78-96.*

28. Sur l'hypertrophie compensatrice du testicule après castration unilatérale chez le Coq domestique. *C. R. Acad. Sc., 180. 1690.*

29. Recherches anatomiques, cytologiques et histophysiologiques sur les voies excrétrices du testicule chez les Mammifères. *Arch. d'Anat., d'Histol. et d'Embryol., 5, 175-411 (Thèse de Médecine).*

1926 30. Etude histologique du développement de la glande génitale droite de la Poule ovariotomisée en un testicule. *C. R. Acad. Sc., 182, 240.*

31. Sur l'origine des cellules interstitielles de l'ovaire de la Poule. *C. R. S. B., 94, 873.*

32. Origine des cordons sexuels d'aspect mâle apparus dans des régénérats et des greffons ovariens chez la Poule. *C. R. S. B., 94, 875.*

33. Différenciations spontanées et provoquées dans les glandes génitales chez les Gallinacés. *C. R. Acad. Sc., 182, 1571.*

34. Etats sexués différents successifs obtenus expérimentalement chez une même Poule. *C. R. S. B., 94, 1380.*

35. L'ablation d'un rein entraîne-t-elle, dans l'organe symétrique, des modifications histologiques en rapport avec l'hyperactivité fonctionnelle observée ? *C. R. S. B., 94, 1378.*

36. Etude histophysiologique de nodules testiculaires de régénération, chez le Coq domestique. *C. R. Acad. Sc., 183, 1058.*

37. Une Poule gynandromorphe. *C. R. Ass. Anat. 21e réunion (Liége), 68-79.*

1927 38. Croissance et différenciation en un testicule de l'ovaire rudimentaire droit de la Poule domestique, consécutives à

l'ablation de l'ovaire gauche. Facteurs susceptibles d'inhiber cette croissance. *C. R. S. B., 96, 628.*

39. A propos de l'« antagonisme » entre glandes génitales de même sexe et de sexe opposé. Limitation de croissance des parenchymes de ces glandes. *C. R. S. B., 96, 630.*

40. Néoformation de cellules interstitielles d'origine épithéliale coelomique, dans les glandes sexuelles des Gallinacés adultes. *C. R. S. B., 97, 273.*

41. Obtention, chez des Coqs, d'un état intermédiaire de la crête par réduction convenable de la quantité du parenchyme testiculaire. Objection à la loi du « Tout ou rien » de P é z a r d. *C. R. S. B., 97, 275.*

42. La croissance conditionnée de la crête chez des Poulets de race Leghorn, étudiée à diverses époques de l'année. *C. R. S. B., 97, 279.*

43. Etude de l'action de l'hormone testiculaire sur le développement de la crête du Coq. Réalisation expérimentale d'une diminution sensible de la vitesse de croissance de la crête lors de son développement, et d'un ralentissement de la régression de cet organe, après castration subtotale. *C. R. S. B., 97, 784.*

44. Sur les rapports entre les quantités de parenchyme testiculaire et les différents degrés du développement de la crête, chez des Coqs porteurs de masses testiculaires minimes. *C. R. S. B., 97, 787.*

45. Quantité de parenchyme testiculaire et quantité d'hormone élaborée. Existe-t-il une « sécrétion de luxe » ou un « parenchyme de luxe »? *C. R. S. B., 97, 790.*

46. Sur l'inhibition du plumage mâle chez des Poules ovariotomisées. Origine probable de la chalone ovarienne. *C. R. S. B., 97, 793.*

47. Hermaphrodisme et intersexualité expérimentale chez la Poule domestique. Etude histologique de l'inversion sexuelle des glandes génitales. *Verhandl. d. I. internat. Kongr. f. Sexualforschung, I. Band, p. 18-43.*

1928 48. L'hypermasculinisation chez le Coq. Nouvel argument en faveur d'une théorie de l'action quantitative de l'hormone sexuelle. *C. R. S. B., 98, 538.*

49. Sur le rôle des cellules interstitielles des glandes sexuelles chez les Gallinacés. Conditionnement du plumage femelle et de l'oviducte chez la Poule domestique. *C. R. Ass. Anat., 23e réunion, Prague, p. 38-45.*

1929 50. Structure, origine et fonction des cellules interstitielles du testicule chez le Coq domestique. *Arch. d'Anat. Microsc., 25, 173-188.*

51. Sur la nature chimique des substances grasses contenues dans les cellules interstitielles du testicule du Coq domestique. *C. R. S. B., 102, 45 (en collaboration avec A. Wenslaw).*

52. Le déterminisme des caractères sexuels secondaires du Coq domestique. Etude physiologique et histophysiologique. *Arch. de Zool. expér. et gén., 69, 217 à 500 (thèse de Sciences).*

1930 53. Castration unilatérale et hypertrophie compensatrice du testicule restant chez le Coq et le Canard. *C. R. S. B., 104, 883.*

54. Contribution à l'étude de la lignée germinale chez le Poulet. Destruction précoce des gonocytes primaires par les rayons ultra-violets. *C. R. S. B., 104, 1329.*

55. Injection d'extrait testiculaire à des Chapons. Action quantitative de l'hormone mâle sur la croissance de la crête. *C. R. S. B., 104, 1332.*

56. Hypertrophie compensatrice du testicule chez le Coq et le Canard après orchidectomie unilatérale. *Proceed. of the Second Intern. Congr. for Sex Research, 150-161. (Oliver & Boyd, Ltd., Edinburgh.)*

57. Destruction des gonocytes primaires dans le blastoderme du Poulet par les rayons ultra-violets, aux premiers stades du développement embryonnaire. *Proceed. of the Second Intern. Congr. of Sex Research, 162-170 (Oliver & Boyd, Ltd., Edinburgh).*

58. Quels sont, dans le testicule, les éléments cellulaires qui élaborent l'hormone sexuelle ? *Proceed. of the Second Intern. Congr. for Sex Research, 264-285. (Oliver & Boyd, Ltd., Edinburgh).*

1931 59. Influence de la castration sur le taux d'hormone préhypophysaire excito-sécrétrice de la thyroïde présent dans le milieu intérieur, chez le Cobaye. *(C.R.S.B., 108, 784) (en collaboration avec M. A r o n).*

60. Influence de la castration sur le taux d'hormone préhypophysaire excito-sécrétrice de la thyroïde présent dans le milieu intérieur chez le Coq et le Canard. Notion d'un cycle saisonnier de l'activité préhypophysaire chez ces Oiseaux. *C.R.S.B., 108, 786 (en collaboration avec M. A r o n).*

61. Remarques relatives à la croissance, selon le type mâle, de la crête de la Poule ovariotomisée. *C. R. S. B., 108, 788.*

62. Evolution, chez la Poule ovariectomisée, de la crête ayant atteint son développement mâle complet. *C. R. S. B., 108, 791.*

63. Au sujet de la reprise tardive, chez la Poule ovariectomisée, de caractères sexuels secondaires femelles. *C. R. S. B., 108, 1193.*

64. Origine probable des hormones mâle et femelle dans les gonades développées chez la Poule après ovariectomie. *C. R. S. B., 108, 1195.*

1932 65. Démonstration de l'inversion expérimentale du sexe chez la Poule. *Revue Suisse de Zoologie. 39, N° 6, 247-249.*

66. Etude physiologique, histologique et histophysiologique de l'inversion sexuelle de la Poule déterminée par l'ablation de l'ovaire gauche. *Arch. de Zool. exp. et gén., 73, 1-112.*

67. Recherches expérimentales sur les effets de l'irritation chimique des glandes génitales. *Bull. et Mém. de la Soc. Nation. de Chirurgie, 58, 616-625 (en coll. avec R. S i m o n).*

68. Action antagoniste de la thyréostimuline préhypophysaire et de la folliculine ovarienne sur le fonctionnement thyroïdien. *C. R. S. B., 109, 923.*

1933 69. Sur le cas d'une Poule de race bédouine qui pondit exclusivement des œufs nains privés de jaune. *C. R. S. B., 114, 1335 (en coll. avec R. Courrier).*

1934 70. Etude d'une Poule pondeuse exclusive d'œufs nains et dépourvus de vitellus. *Bull. Biol. de la France et de la Belgique, 68, fasc. 2, 232-248.*

71. Sur le conditionnement hormonique du développement testiculaire chez les Oiseaux. Injections d'extrait préhypophysaire chez le Canard. Remarques sur divers éléments d'interprétation des expériences. Influence de l'âge. *C. R. S. B., 116, 218 (en coll. avec M. Aron).*

72. Sur le conditionnement hormonique du développement testiculaire chez les Oiseaux. Rôle de la thyroïde. *C. R. S. B., 116, 215 (en coll. avec M. Aron).*

73. Sur le conditionnement hormonique du développement testiculaire chez les Oiseaux. Résultats de la thyroïdectomie chez le Coq et le Canard. *C. R. S. B., 116, 221 (en coll. avec M. Aron).*

1935 74. A propos du dimorphisme sexuel saisonnier du plumage chez le Canard Rouen. *Transactions of the Dynamics of Development, volume X, 49-56.*

75. Activation sexuelle obtenue chez le Canard par l'éclairement artificiel pendant la période de repos génital. *C. R. Acad. Sc., 199, 1671.*

76. Stimulation du développement testiculaire par l'éclairement artificiel. *C. R. S. B., 118, 664.*

77. Rôle des yeux dans l'action stimulante de la lumière sur le développement testiculaire chez le Canard. *C. R. S. B., 118, 669.*

78. Rôle de l'hypophyse dans l'action stimulante de la lumière sur le développement testiculaire chez le Canard. *C. R. S. B., 118, 672.*

79. Le testicule, organe élaborateur de l'hormone sexuelle mâle. *Actualités scientifiques et industrielles, N° 259, 64 p., Hermann et Cie, Paris.*

80. L'ovaire, organe élaborateur des hormones sexuelles femelles.

Les hormones sexuelles chez les intersexués. *Actualités scientifiques et industrielles, N° 260, 68 p., Hermann et Cie, Paris.*

81. Nouvelles expériences relatives à la stimulation par la lumière du développement testiculaire chez le Canard. *C. R. Ac. Sc., 201, 359.*

82. Influence de la lumière naturelle sur la croissance testiculaire chez le Canard au cours de la reprise sexuelle saisonnière. *C. R. S. B., 120, 131.*

83. Stimulation par la lumière artificielle du développement testiculaire chez des Canards aveuglés par section du nerf optique. *C. R. S. B., 120, 133.*

84. Stimulation par la lumière artificielle du développement testiculaire chez des Canards aveuglés par énucléation des globes oculaires. *C. R. S. B., 120, 136.*

85. Maturité sexuelle et ponte obtenues chez la Cane domestique par l'éclairement artificiel. *C. R. S. B., 120, 905.*

86. Sur la croissance du testicule du Canard immature déclenchée par l'éclairement artificiel. Etude histologique. *C. R. S. B., 120, 1323.*

87. Hypophysectomie et éclairement artificiel chez le Canard mâle. *C. R. S. B., 120, 1326.*

1936 88. Activation du fonctionnement hypophysaire par des radiations lumineuses chez le Canard domestique. *Revue de Physiothérapie. 12e année, N° 2, 86-94.*

89. Rôle de la préhypophyse dans le conditionnement de l'activité génitale du Canard, démontré par l'hypophysectomie. *Arch. Portugaises des Sc. Biol., 5, 279-287.*

90. Activation par l'éclairement artificiel des glandes génitales des deux sexes chez le Canard domestique au repos sexuel. *Bull. de la Soc. de Sexologie, 3, 438-455.*

91. Rôle de la thyroïde dans la gonadostimulation par la lumière artificielle chez le Canard domestique. *C. R. S. B., 123, 243.*

92. Sur le caractère quantitatif de la réponse à l'excitation par

la lumière artificielle du mécanisme gonadostimulant chez le Canard domestique. *C. R. S. B., 123, 241.*

93. Hypertrophie du foie chez le Canard thyroïdectomisé. Rôle de la préhypophyse dans son enrichissement en lipides. *C. R. Ac. Sc., 203, 468.*

94. Facteurs externes et internes de l'activité sexuelle. I. Stimulation par la lumière de l'activité sexuelle chez le Canard et la Cane domestiques. *Bull. Biol. de la France et de la Belgique, 70, 487-533.*

95. Stimulation of the hypophysis and genital glands in the duck by electric light. Effect of thyroidectomy on the testis and liver. *Anat. Rec., volume 67, supplement N° 1 page 81.*

1937 96. Thyroïde et croissance testiculaire chez le Canard domestique. *C. R. S. B., 125, 459.*

97. Thyroïde et croissance du pénis chez le Canard domestique. *C.R.S.B., 125, 461.*

98. Sur les relations entre le foie et quelques glandes endocrines (thyroïde, hypophyse, glandes génitales) chez le Canard domestique. *C. R. S. B., 125, 887.*

99. Sur la teneur du sang en acides gras, phosphore lipidique et cholestérol chez le Canard domestique, après injection d'extraits préhypophysaires et après thyroïdectomie. *C. R. S. B., 125, 891 (en coll. avec S. B. B o g d a n o v i t c h).*

100. Relation between thyroid and growth of testes and penis when stimulated by electric light. *Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med., 36, 782-784.*

101. Influence of hypophysis and thyroid glands on the liver of the duck. *Proc. Soc. Exp. Biol.* a. *Med., 36, 784-786.*

102. Facteurs externes et internes de l'activité sexuelle. II. Etude du mécanisme de la stimulation par la lumière de l'activité testiculaire chez le Canard domestique. Rôle de l'hypophyse. *Bull. Biol. de la France et de la Belgique, 71, 394-437.*

103. Action des facteurs externes sur l'hypophyse et les glandes génitales chez les Oiseaux. *Colloque international au Col-*

lège de France du 10 au 19 juin 1937, p. 255-264. Fondation Singer Polignac, Hermann et Cie, Paris.

1938 104. Action de lumières de différentes longueurs d'onde sur la gonadostimulation chez le Canard mâle impubère. *C. R. S. B., 127, 906. (En coll. avec L. O t t.)*

105. Action de divers éclairements localisés dans la région orbitaire sur la gonadostimulation chez le Canard mâle im-direct de la région hypophysaire. *C. R. S. B., 127, 909.*

106. Rôle des yeux et de la voie nerveuse oculohypophysaire dans la gonadostimulation par la lumière artificielle chez le Canard domestique. *C.R.S.B., 128.*

107. Quelques cas d'eunuchoïdisme par hypoplasie ou absence de tissu interstitiel glandulaire chez le Coq domestique. *C. R. S. B., 128.*

108. Sur la nature sexuelle endocrine des gonades développées chez la Poule ovariectomisée. Cas d'un sujet ayant conservé pendant 7 ans un état sexuel mâle pur. *C.R.S.B., 128.*

